



Das sekundäre Schultergelenk der Vespertilionoidea (Mammalia: Chiroptera)

Von H. SCHLIEMANN

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Hamburg

Eingang des Ms. 29. 10. 1996
Annahme des Ms. 18. 03. 1997

Abstract

The secondary shoulder joint of the Vespertilionoidea

The morphology of the shoulder joint of *Natalus stramineus* (Natalidae), *Furipterus horrens* (Furipteridae), *Thyroptera tricolor* (Thyropteridae), *Myzopoda aurita* (Myzopodidae), and *Mystacina tuberculata* (Mystacinidae) is presented. These taxa belong to the superfamily Vespertilionoidea of which the shoulder joint has been investigated recently in members of the families Vespertilionidae and Molossidae. All the species studied here own a secondary shoulder joint which consists of an additional articular surface on the dorsal scapular aspect and an enlarged tuberculum majus. The findings show that all families of the Vespertilionoidea have a secondary shoulder joint which in this superfamily – as generally in the Microchiroptera – exhibits a remarkable morphological variation. Referring to the size of the additional articular surfaces, members of the families Molossidae and Vespertilionidae own the most differentiated secondary joint followed by the Mystacinidae and the Myzopodidae. The less differentiated shoulder joint in this superfamily is found in the Furipteridae with the Natalidae and the Thyropteridae ranging between Furipteridae on one hand and Myzopodidae and Mystacinidae on the other. The secondary shoulder joint is only one of the biomechanical devices developed by the Microchiroptera to reduce rotation movements of the humerus against the scapula during the wing's downstroke, the other one consisting of an elongated humeral head and a corresponding transformation of the cavitas glenoidalis scapulae. Both modifications of the basic morphology of the mammalian shoulder joint developed within the Microchiroptera several times independently in parallel evolution.

Einleitung

Das Schultergelenk der Säuger mit seinem halbkugeligen Humeruskopf und einer entsprechend gestalteten, vergleichsweise kleinen Cavitas glenoidalis der Scapula ist bei den meisten Microchiropteren abgewandelt. Die morphologischen Veränderungen lassen zwei verschiedene Richtungen erkennen: Der Humeruskopf wird entweder mehr oder weniger ausgeprägt in Richtung auf eine ovoide bis langgestreckte und proximal gratförmige Gestalt verändert, wobei die Cavitas glenoidalis eine korrespondierende Abänderung erfährt. Oder aber das Gelenk wird dadurch verändert, daß das auf seiner Innenseite mit Gelenkknorpel überzogene und vergrößerte Tuberculum majus mit einer zusätzlichen Gelenkfläche auf der Dorsalseite des Schulterblattes artikuliert und so ein sekundäres Gelenk bildet.

Während die zuerst genannte Form der Abwandlung bisher kaum Beachtung gefunden hat (MILLER 1907; SMITH 1972; SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995), ist das sekundäre Schultergelenk spätestens seit MILLER (1907) morphologisch bekannt und hat sowohl unter funktionellen als auch systematischen Gesichtspunkten häufiger und mehr oder weniger

ausführlich Erwähnung in der Literatur gefunden (u. a. WEBER 1928; VAUGHAN 1959; SCHLOSSER-STURM 1982; KOOPMANN 1995; SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995).

Beide Typen des abgewandelten Schultergelenks sind unter einem offenbar sehr starken funktionellen Zwang mehrmals unabhängig in paralleler Evolution entstanden, wobei sich jeder Typus in unterschiedlichen Ausprägungsgraden entwickelt hat (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995). In diesem Zusammenhang ist von Interesse, daß das sekundäre Schultergelenk bei den Familien der Vespertilionoidea hoch entwickelt ist. Veränderungen des Schultergelenks im Sinne der zuerst genannten Abwandlung sind in dieser Gruppe nicht bekannt.

Bislang kennen wir den Bau des Schultergelenks unter den Vespertilionoidea allerdings nur bei den Vespertilionidae und den Molossidae. Jedenfalls ist das sekundäre Schultergelenk einzelner Arten aus diesen Familien exemplarisch beschrieben, und es wird auf Grund der erhobenen Befunde auf die morphologische Situation der jeweiligen Familien insgesamt rückgeschlossen. Dies ist wahrscheinlich im großen und ganzen berechtigt. Aber es muß eingestanden werden, daß wir über die Variabilität des Baues des sekundären Schultergelenks innerhalb der Familien nicht abschließend Bescheid wissen. Mit diesem Vorbehalt werden die nachfolgend geschilderten Befunde als familientypisch angesehen.

Untersuchungen über den Bau des Schultergelenks der Natalidae, Furipteridae, Thyropteridae, Myzopodidae und Mystacinidae stehen noch aus. Es gibt zwar mehrfach Hinweise in der Literatur (MILLER 1907; WEBER 1928; KOOPMAN 1994; für Natalidae und Thyropteriden STRICKLER 1978), jedoch liegen bislang keine dokumentierten morphologischen Analysen vor. In der kürzlich erschienenen Darstellung des Schultergelenks der Chiropteren (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995) konnten diese fünf Familien nicht berücksichtigt werden. Nachfolgend soll diese Lücke geschlossen werden.

Material und Methode

Von je einem Vertreter der Familien der Natalidae (*Natalus stramineus* Gray, 1838), Furipteridae (*Furipterus horrens* (Cuvier, 1828)), Thyropteridae (*Thyroptera tricolor* Spix, 1823), Myzopodidae (*Myzopoda aurita* Milne-Edwards und Grandidier, 1878) und Mystacinidae (*Mystacina tuberculata* Gray, 1848) wurden Scapula und proximale Epiphyse des Humerus einer Körperseite präpariert und von Muskelresten und dem Bindegewebe der Gelenkkapsel befreit. Sie wurden sodann unter Berücksichtigung der Ausdehnung des Gelenkknorpels mit Hilfe von Stereomikroskop und Zeichenspiegel maßstabsgerecht gezeichnet. Die morphologische Analyse beschränkt sich auf die Strukturen des Schultergelenks (Abb. 1). Ihre Beschreibung folgt der üblichen Terminologie (z. B. NORBERG 1970), die bei Chiropteren von einer horizontal ausgestreckten Vorderextremität wie in der Mitte ihres Abschlags im Flug ausgeht. Dies bedeutet, daß die Oberseite der Schwinge ihre Dorsalseite ist, und daß die Dorsalseite des Humerus der lateralen der meisten anderen Säuger entspricht.

Die Exemplare aus den Familien Natalidae, Furipteridae und Mystacinidae stammen aus den Sammlungen des Naturmuseums Senckenberg/Frankfurt, die der Familien Thyropteridae und Myzopodidae aus dem Zoologischen Museum Hamburg.

Ergebnisse

Alle hier untersuchten Vertreter der Familien der Vespertilionoidea sind im Besitz einer sekundären Gelenkfläche auf der Dorsalseite der Scapula und eines Tuberculum majus humeri, das für die Artikulation mit dieser sekundären Gelenkfläche auf der Scapula auf seiner Innenseite mit Gelenkknorpel bedeckt ist. Im Detail ergeben sich in den Familien die folgenden morphologischen Eigenheiten.

Natalidae (Abb. 2 A)

Natalus besitzt eine Scapula mit unauffälliger Cavitas glenoidalis, die sich in cranialer Richtung beträchtlich verschmälert. Ihre ventrale Begrenzung verläuft mehr oder weniger in horizontaler Richtung, der dorsale Rand ist konkav nach ventral eingezogen, und der caudale Teil der Cavitas besitzt caudal und dorsal einen fast kreisrunden Umriß. Die sekundäre Gelenkfläche liegt dorsal des verschmälerten cranialen Anteils der Cavitas und ist deutlich mit aufgewölbten Rändern gegenüber ihrer Umgebung abgegrenzt. An die Cavitas glenoidalis grenzt sie geradlinig mit einem scharfen Grat. Ihre Fläche ist etwa rechtwinklig zur Gelenkfläche der Cavitas glenoidalis orientiert und nach medial konkav vertieft. Ihre Größe beträgt etwa ein Viertel der Größe der Cavitas. Die Tuberositas supraglenoidalis ist in Form eines kleinen Fortsatzes nur schwach ausgebildet.

Der Humeruskopf ist aus caudaler Sicht annähernd halbkugelig und verschmälert sich ein wenig auf der Proximalfläche. Das Caput wird vom Tuberculum majus deutlich in proximaler Richtung überragt. Tuberculum majus und ebenso das nach ventral ausladende aber schwach entwickelte Tuberculum minus laufen nach distal in breite Leisten aus. Die Vertiefung zwischen Caput und Crista pectoralis auf der Proximalfläche des Humerus ist seicht. Sie ist ebenso wie die Innenseite des Tuberculum majus und die Rinne zwischen Caput und Tuberculum majus mit Gelenkknorpel überzogen.

Furipteridae (Abb. 2 B)

Die Cavitas glenoidalis von *Furipterus* entspricht in Gestalt und Begrenzung der zuvor geschilderten von *Natalus*. Die sekundäre Gelenkfläche liegt ebenfalls dorsal des verschmälerten cranialen Teils der Cavitas. Beide Gelenkflächen sind durch einen deutlichen Grat voneinander getrennt. Dagegen ist die sekundäre Gelenkfläche in Richtung auf das Collum scapulae nicht sehr markant abgegrenzt. Und darüber hinaus ist sie nur geringfügig konkav vertieft und im Verhältnis zur Cavitas flächenmäßig weniger ausgedehnt als bei *Natalus*. Die Tuberositas supraglenoidalis ragt nicht auffallend weit nach lateral vor.

Das Caput humeri ist auf der ventralen Seite leicht abgeflacht, sein Längsdurchmesser, in Schaftichtung liegend, daher etwas größer als der Querdurchmesser. Das Tuberculum majus überragt das Caput in proximaler Richtung. Das Tuberculum minus dieser Art ist ein auffallend kräftiges Gebilde, das allenfalls geringfügig über den Humeruskopf nach proximal hinausragt. Beide Tubercula laufen schaftwärts in die Crista tuberculis majoris bzw. Cr. t. minoris aus. Die Proximalfläche des Humerus ist kräftig skulpturiert, die Vertiefung hinter der Crista pectoralis dennoch seicht. Innenseite des Tuberculum majus, diese Vertiefung und tiefe Rinnen zwischen Caput und Tubercula sind mit Gelenkknorpel versehen.

Thyropteridae (Abb. 2 C)

Die Cavitas glenoidals von *Thyroptera* gleicht weitgehend denjenigen von *Natalus* und *Furipterus*. Allerdings läßt sich an diesem Präparat besser als bei den anderen erkennen, daß Dorsal- und insbesondere Ventralrand der Gelenkpfanne durch kräftige Knorpellippen überbaut sind. Die sekundäre Gelenkfläche auf der Dorsalseite der Scapula von *Thyroptera* ist deutlich konkav vertieft, klar abgegrenzt und relativ größer als bei den zuvor beschriebenen Arten. Sie besitzt eine Größe von reichlich einem Viertel der Größe der Cavitas glenoidalis. Bei dem vorliegenden Präparat des Schultergürtels von *Thyroptera* läßt sich ferner erkennen, daß in die sekundäre Gelenkfläche eine mit Gelenkknorpel überzogene Bandverbindung, ein Ligamentum coracoclaviculare, zwischen der Basis des Proc. coracoideus und dem Distalende der Clavicula einbezogen ist. Hierdurch sowie durch die Tatsache, daß der Rand der sekundären Gelenkfläche zur Cavitas nach dorsal

aufgebogen ist, stellt die Oberfläche dieses zusätzlichen Gelenks eine tiefe Incisur dar, dem Ausschnitt einer Zylinderinnenwandung gleichend. Eine entsprechende topographische Beziehung zwischen Distalende der Clavicula und Basis des Proc. coracoideus läßt sich ebenfalls bei *Natalus*, nicht dagegen bei *Furipterus* feststellen. Die Tuberositas supraglenoidalis ist auch bei *Thyroptera* schwach entwickelt.

Der Humeruskopf besitzt einen ovalen Umriß mit schräg gestellter langer Achse, eine Situation, wie sie ebenfalls von anderen Vespertilionoidea (Vespertilionidae, Molossidae) beschrieben wurde. Das kräftige Tuberculum majus überragt das Caput humeri wiederum deutlich, das Tuberculum minus ist weniger kräftig entwickelt und wirkt im Vergleich mit den zuvor besprochenen Arten wie an das Caput herangerückt. Es endet proximal auf derselben Höhe wie das Caput. Die Vertiefung zwischen Crista pectoralis und Caput ist ausgeprägter als bei den zuvor besprochenen Arten. Die tiefe Furche zwischen Caput und Tuberculum majus ist ebenso wie die seichtere Furche zum Tuberculum minus hin und die Innenseite des Tuberculum majus mit Gelenkknorpel überzogen. Blickt man aus der Richtung des Caput auf die Innenseite des Tuberculum majus, so erkennt man, daß diese Fläche die Gestalt eines kräftigen eiförmigen Gelenkkopfes mit erheblicher Ausdehnung in rostrocaudaler Richtung aufweist. Dies ist bei *Thyroptera* wiederum deutlicher als bei *Furipterus* und *Natalus*.

Myzopodidae (Abb. 2D)

Der Umriß der Cavitas glenoidalis entspricht den Verhältnissen, wie sie vorstehend für die anderen Arten beschrieben wurden. Auch bei dem vorliegenden Präparat des Schulterblattes von *Myzopoda* ist erkennbar, daß der ventrale Rand der Gelenkpfanne durch eine Knorpellippe vervollständigt wird. Die dorsale Gelenkfläche ist mit einem deutlichen knöchernen Wulst gegenüber der Umgebung abgegrenzt und nur mäßig konkav vertieft. Sie ist im Vergleich zur Cavitas glenoidalis eindeutig größer als bei den zuvor besprochenen Arten. Ihre Fläche umfaßt sicher ein Drittel derjenigen der Cavitas glenoidalis. Das Ligamentum coracoclaviculare ist in einiger Entfernung von der sekundären Gelenkfläche am Proc. coracoideus befestigt, so daß es nicht in den sekundären Gelenkapparat mit einbezogen ist. Die Tuberositas supraglenoidalis ist kräftig ausgebildet und steht markant nach lateral vor.

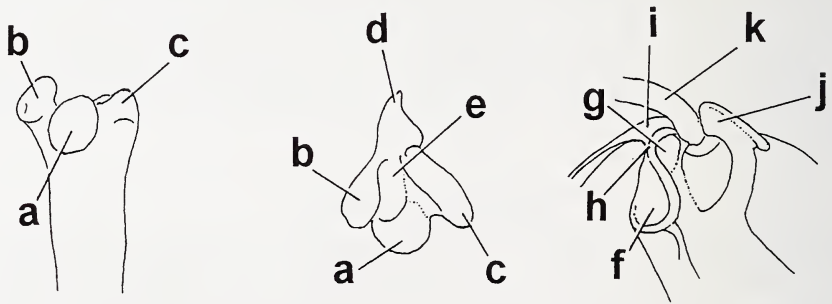
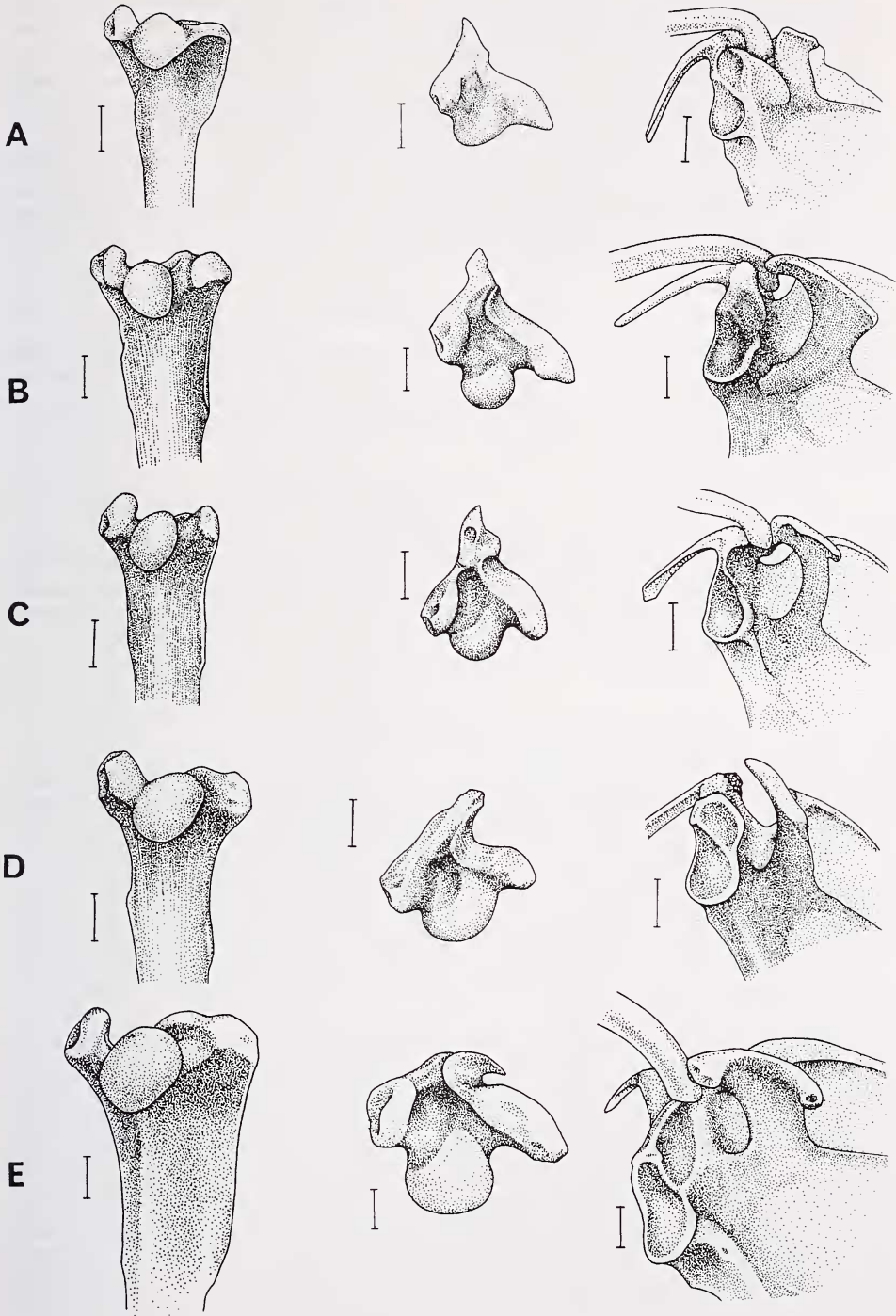


Abb. 1. Die Strukturen des Schultergelenks und seiner Umgebung a = Caput humeri, b = Tuberculum majus, c = Tuberculum minus, d = Crista pectoralis, e = Vertiefung auf der Proximalfläche des Humerus, f = Cavitas glenoidalis, g = sekundäre Gelenkfläche, h = Tuberositas glenoidalis, i = Proc. coracoideus, j = Acromion, k = Clavicula

Abb. 2. Proximale Epiphyse des Humerus (links Ansicht von caudal, Mitte von proximal) und des rostralateralen Teils der Scapula (rechts) von *Natalus stramineus* (A), *Furipterus horrens* (B), *Thyroptera tricolor* (C), *Myzopoda aurita* (D) und *Mystacina tuberculata* (E) (A rechte Körperseite, seitenverkehrt abgebildet; B, C, D und E linke Körperseite). Der Maßstab entspricht jeweils 1 Millimeter.



Das Caput humeri ist wiederum schräg zur Längsachse des Knochens gestellt und wird vom Tuberculum majus in proximaler Richtung weit überragt. Das Tuberculum minus überragt den Humeruskopf nicht und ist vergleichsweise schwächer entwickelt. Die grubigen Vertiefungen zwischen Caput und den Tubercula sind ebenso wie die Innenseite des Tuberculum majus mit Gelenkknorpel bedeckt. Allerdings ist diese Innenseite des Tuberculum majus bei weitem nicht so stark konvex gewölbt wie bei *Thyroptera*, was der auch nur leicht konkaven Vertiefung der sekundären Gelenkfläche auf der Scapula entspricht. Auch ist die rostrocaudale Ausdehnung des Tuberculum majus nicht dieselbe wie bei *Thyroptera*. Die Grube zwischen Caput und Crista pectoralis ist stark vertieft, so daß sie die kräftige Tuberositas supraglenoidalis aufzunehmen vermag.

Mystacinidae (Abb. 2 E)

Die Scapula ist sehr robust, die Cavitas auffällig tief und mit hohen Knorpellippen ventral und im caudalen Bereich versehen. Die sekundäre Gelenkfläche ist groß und umfaßt wiederum etwa ein Drittel der Cavitasfläche. Auch bei *Mystacina* beteiligt sich das Lig. coracoclaviculare an der Gelenkbildung. Die Tuberositas supraglenoidalis ist kräftig ausgebildet, steht allerdings nicht weit vor.

Die Längsachse des Humeruskopfes ist wiederum schräggestellt. Das Tuberculum majus überragt den Humeruskopf und ist in rostrocaudaler Richtung ausgedehnt, wobei seine Innenseite als konvexer, eiförmiger Gelenkkopf ausgebildet ist. Das Tuberculum minus ist ebenfalls kräftig und weit ausladend; es überragt den Humeruskopf gleichfalls, wenn auch weniger als das Tuberculum majus. Zwischen Caput und den Tubercula liegen tiefe Rinnen, die mit Gelenkknorpel versehen sind. Sie führen in die grubige Vertiefung hinter der Crista pectoralis.

Diskussion

Mit den dargestellten Befunden wird dokumentiert, daß allen Familien der Überfamilie Vespertilionoidea ein sekundäres Schultergelenk zukommt. Hierauf haben andere Autoren bereits zuvor hingewiesen, zumeist allerdings, da der Bau des Schultergelenks nicht ihr primäres Anliegen war, ohne anzumerken, auf welchen Befundgrundlagen ihre Aussagen beruhen. MILLER (1907) und WEBER (1928) schreiben beide korrekterweise allen Vespertilioniden ein sekundäres Schultergelenk zu, wobei ersterer sogar auf die morphologischen Unterschiede zwischen den Familien eingeht. KOOPMAN (1994) ist in bezug auf die Furipteriden unsicher und schreibt: „Trochiter of humerus making, at most, only a slight articulation with the scapula“. Bei den anderen Familien stimmt er mit MILLER (1907) und WEBER (1928) überein.

Vergleicht man den Bau des sekundären Schultergelenks bei den Familien der Vespertilionoidea, ergeben sich zwischen den Familien erhebliche Unterschiede in den morphologischen Details und damit zum Teil auch im Differenzierungsgrad. Nimmt man die Ausdehnung der sekundären Gelenkfläche im Verhältnis zur Cavitas glenoidalis als Maßstab für die Differenzierung, so ist das sekundäre Schultergelenk unter den hier vorgestellten Formen bei *Furipterus* am schwächsten, bei *Myzopoda* und vor allem bei *Mystacina* am weitesten entwickelt, *Natalus* und *Thyroptera* rangieren dazwischen. Die sekundäre Gelenkfläche auf der Dorsalseite der Scapula ist zwar unter dem hier vorgestellten Formen bei den Vertretern der Myzopodidae und Mystacinidae relativ am größten. Sie erreicht aber nicht die Ausdehnung wie bei manchen Vespertilionidae (*Nyctalus*) und Molossidae, bei denen ihre Größe nahezu an die der Cavitas glenoidalis heranreicht. Bei diesen sind auch Tuberculum majus, Tuberositas supraglenoidalis und die Vertiefung hinter der Crista pectoralis auf der Proximalfläche des Humerus sehr viel prägnanter ausge-

bildet. Vespertilionidae und Molossidae unterscheiden sich, soweit bisher untersucht, von den hier vorgestellten Formen weiter durch eine ins Auge fallende Verkleinerung des Tuberculum minus, das gegenüber dem mächtig entwickelten Tuberculum majus den Eindruck erweckt, reduziert zu sein.

Die hier für *Natalus*, *Thyroptera* und *Mystacina* gefundene Einbeziehung eines Lig. coracoclaviculare in das sekundäre Schultergelenk ist zwar, soweit dies anhand des verfügbaren Materials beurteilt werden kann, kein allgemein gültiger Befund für das sekundäre Schultergelenk, aber möglicherweise bei anderen Formen (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995) bisher übersehen worden. Durch die sekundäre Gelenkfläche und das Ligament wird, wie geschildert wurde, eine Gelenkoberfläche geschaffen, die dem Ausschnitt aus einer Zylinderinnenwandung ähnelt. In diese Gelenkfläche paßt ein Tuberculum majus – seine dem Caput zugewandte Fläche – von annähernd walzenförmiger Gestalt. Eine ebensolche Oberfläche des Tuberculum majus besitzen auch *Nyctalus* und *Molossus*, so daß es naheliegt, auch bei ihnen ein entsprechend konstruiertes sekundäres Gelenk zu vermuten.

Außer den Familien der Vespertilioidea verfügen die Vertreter weiterer Familien der Microchiroptera über ein sekundäres Schultergelenk. Und zwar handelt es sich um die Phyllostomidae, Craseonycteridae und Rhinolophidae (MILLER 1907; KOOPMAN 1994; SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995; WEBER 1928 u. a.). Für die Beurteilung des Differenzierungsgrades des sekundären Gelenks in den einzelnen Familien läßt sich wiederum die relative Größe der sekundären Gelenkfläche und zusätzlich auch ihre Oberflächengestaltung, die Größe des Tuberculum majus humeri, sowie die Ausprägung der Tuberositas supraglenoidalis und der grubigen Vertiefung auf der Proximalfläche des Humerus heranziehen. In einem solchen Vergleich, der die gesamte Unterordnung umfaßt, weisen die Phyllostomidae das am wenigsten differenzierte sekundäre Schultergelenk auf, die Vespertilionidae und die Molossidae das am weitesten entwickelte, und vor diesen reihen sich die Mystacinidae und Myzopodidae ein.

WEBER (1928) weist in seiner tabellarischen Synopse über die Chiropterentaxa und ihre Merkmale denselben Familien, für die jetzt ein sekundäres Schultergelenk gefunden wurde (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995 sowie diese Untersuchung), eine solche Sonderbildung zu (selbstverständlich ohne die Craseonycteridae, die noch nicht bekannt waren). Er geht nicht auf morphologische Details und Unterschiede zwischen den Familien ein, bezieht im übrigen aber die Noctilionidae in die Reihe der Familien mit sekundärem Schultergelenk ein: „Tuberculum majus bildet kleines sekundäres Schultergelenk“. Dies ist jedoch nicht richtig, denn *Noctilio* gehört mit seinem langgezogenen, proximal fast gratförmigen Humeruskopf nicht zu den Formen mit einer sekundären Gelenkung zwischen Humerus und Scapula, sondern zu der anderen Spezialisationsreihe des Schultergelenks (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995). Das Adjektiv „kleines“ in der Beschreibung von WEBER (1928) mag darauf hinweisen, daß ihm die morphologische Situation nicht eindeutig erschien. In bezug auf die Noctilionidae ist auch MILLER (1907) nicht ganz entschieden, wenn er schreibt „Humerus with trochiter much smaller than trochin, its articulation with scapula slight and indefinite, by an ill-defined surface less than one-third as large as glenoid fossa“. Unsere Befunde (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995), auch unter dem Rasterelektronenmikroskop, haben klar ergeben, daß sich auf der Scapula von *Noctilio* keine zusätzliche Gelenkfläche befindet. Ansonsten gibt es zwischen den kürzlich publizierten Befunden und den hier vorgestellten sowie MILLERS (1907) kurzen, prägnanten Beschreibungen, die sich allerdings nur auf die Größe des Tuberculum majus und der sekundären Gelenkfläche auf der Scapula beziehen, weitgehende Übereinstimmung, auch hinsichtlich der Beurteilung der Differenzierungsunterschiede zwischen den Familien.

Der Umstand, daß das Schultergelenk der meisten Microchiropteren morphologisch vom Grundbauplan der Säuger abweicht, macht es erforderlich, nach den funktionellen

Gegebenheiten zu fragen, unter denen diese Abweichungen entstanden sind. Eingangs wurde bereits darauf hingewiesen, daß das sekundäre Schultergelenk nur eine dieser Abweichungen darstellt. Die andere mit ihrem mehr oder weniger ovoid gestalteten Caput humeri und einer entsprechend gebauten Cavitas glenoidalis ist ebenfalls weit verbreitet und kommt, soweit dies aus dem bisher untersuchten Material geschlossen werden kann (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995), bei Noctilionidae, Mormoopidae, Emballonuridae und Megadermatidae vor.

Das sekundäre Gelenk mit seinen zusätzlichen Gelenkflächen ist aus morphologischer Sicht die aufwendigere der beiden Konstruktionen. Ihr wurde von VAUGHAN (1959) und nachfolgend von verschiedenen anderen Autoren (u. a. ALTENBACH 1979; NORBERG 1970; SMITH 1972; STRICKLER 1978) die Funktion zugeschrieben, den Flügelaufschlag am oberen Umkehrpunkt zu begrenzen. Diese funktionelle Vorstellung wurde kürzlich ausführlich erörtert und abgelehnt (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995), nachdem zuvor schon einmal durch SCHLOSSER-STURM (1982) eine von VAUGHAN (1959) Vorstellungen abweichende Funktion diskutiert worden war. Es wurde jetzt (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995) versucht, mit einem umfassenderen Ansatz, der flugbiologische Gesichtspunkte und auch myologische Befunde mit einbezog, für beide morphologische Abwandlungen des Schultergelenks eine einheitliche funktionelle Erklärung zu finden. Dies führte zu der Hypothese, daß beide Konstruktionen während des Flügelabschlages die Drehbarkeit des Humerus im Schultergelenk im Sinne einer Innenrotation einschränken. In eben dieser Weise wirken jedoch Abschlagmuskulatur und der Luftdruck unter dem Flügel, der an seinem vorderen Rand vom Skelettapparat gestützt wird. Einwärtsrotierend wirkende Kräfte sind für eine mehr oder weniger horizontale Flugposition des Rumpfes erforderlich und werden daher vom Bewegungsapparat auf den Rumpf übertragen, aber sie dürfen nicht zu unphysiologischen Drehbewegungen des Humerus gegenüber dem Rumpf führen. Das funktionelle Erfordernis der Einschränkung von Rotationsbewegungen gilt für alle Chiropteren, und es erklärt, warum sich bauliche Veränderungen des Schultergelenks vielfach entwickelt haben. Mit ihrer Hilfe, also mit Einrichtungen des passiven Bewegungsapparates, lassen sich Drehbewegungen im Schultergelenk ökonomischer als durch Muskelkraft einschränken. Hierauf gibt es auch Hinweise, die sich aus Befunden vergleichend myologischer Art ergeben (SCHLOSSER-STURM und SCHLIEMANN 1995).

Die Taxa der Vespertilionoidea sind, wie oben erwähnt, in der Konstruktion ihres Schultergelenks ausschließlich den Weg der Entwicklung zu einem sekundären Schultergelenks gegangen. Ob dieser Gelenktyp bei ihnen, wie dies für die Microchiroptera insgesamt zutrifft, mehrmals unabhängig entstanden ist, muß offen bleiben.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. GERHARD STORCH, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt, danke ich für die freundliche Überlassung des Materials von *Natalus*, *Furipterus* und *Mystacina* und Frau E. FRERICHs, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Hamburg, für die Anfertigung der Zeichnungen.

Zusammenfassung

Das Schultergelenk der Microchiropteren erfährt in fast allen Familien morphologische Veränderungen. Entweder wird der halbkugelige Humeruskopf in Richtung auf eine mehr oder weniger langgestreckt eiförmige Gestalt bei korrespondierender Veränderung der Cavitas glenoidalis der Scapula abgewandelt, oder das vergrößerte Tuberculum majus artikuliert in einem sekundären Schultergelenk mit einer zusätzlichen Gelenkfläche auf der Dorsalseite der Scapula. Aus der umfangreichen Super-

familie Vespertilionoidea ist bisher nur das sekundäre Schultergelenk bekannt geworden. In diesem Zusammenhang liegen Befunde aus den Familien Vespertilionidae und Molossidae vor. Gut dokumentierte Untersuchungen von Vertretern der übrigen Familien der Vespertilionoidea standen bisher noch aus. So ist auch verständlich, daß entsprechende Hinweise in der Literatur nicht immer hinlänglich klar waren. Für die vorliegende Studie wurde das Schultergelenk von Mitgliedern der Familien Natalidae, Furipteridae, Thyropteridae, Myzopodidae und Mystacinidae untersucht. Hierbei zeigte sich, daß auch diese Familien der Vespertilionoidea durch ein sekundäres Schultergelenk ausgezeichnet sind. Damit ist einerseits dokumentiert, daß in dieser Überfamilie als morphologische Veränderung des Schultergelenks nur das sekundäre Gelenk realisiert wurde. Andererseits zeigte sich, daß dieses sekundäre Gelenk in den einzelnen Familien sehr unterschiedlich weit differenziert ist. Als ein Gradmesser für das Ausmaß der Differenzierung muß unter anderem die relative Größe der sekundären Gelenkfläche des Schulterblattes gelten. Danach besitzt *Furipterus* das am schwächsten entwickelte sekundäre Schultergelenk, *Myzopoda* und *Mystacina* die am weitesten differenzierten. *Natalus* und *Thyroptera* nehmen eine Position dazwischen ein. Das Gelenk erreicht allerdings bei keinem der hier vorgestellten Taxa den Ausbildungsgrad wie bei den bisher untersuchten Vespertilionidae (*Pipistrellus*, *Nyctalus*) und Molossidae. Beiden morphologischen Abwandlungen des Schultergelenks wird die Funktion zugeordnet, während des Abschlags des Flügels die Drehbarkeit des Humerus in der Cavitas glenoidalis und gegenüber dem Rumpf einzuschränken. Und beide Veränderungen sind bei den Microchiroptera mehrfach und unabhängig voneinander in paralleler Evolution entstanden.

Literatur

- ALTENBACH, J. S. (1979): Locomotor Morphology of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. **6**, 1–137.
- KOOPMAN, K. F. (1994): Chiroptera: Systematics. In: Handbuch der Zoologie. Ed. by J. NIETHAMMER, H. SCHLIEMANN und D. STARCK. Berlin. New York: Walter de Gruyter. Vol. **8**.
- MILLER, G. S. (1907): The Families and Genera of Bats. Washington: Government Printing Office.
- NORBERG, U. M. (1970): Functional osteology and myology of the wing of *Plecotus auritus* Linnaeus. (Chiroptera). Ark. Zoo. **22**, 483–543.
- SCHLOSSER-STURM, E. (1982): Zur Funktion und Bedeutung des sekundären Schultergelenks der Microchiropteren. Z. Säugetierkunde **47**, 253–255.
- SCHLOSSER-STURM, E.; SCHLIEMANN, H. (1995): Morphology and function of the shoulder joint of bats (Mammalia: Chiroptera). J. Zool. Syst. Evol. Res. **33**, 88–98.
- SMITH, J. D. (1972): Systematics of the Chiropteran Family Mormoopidae. University of Kansas, Museum of Natural History, Misc. Publication **56**, 1–132.
- STRICKLER, T. L. (1978): Functional osteology and myology of the shoulder in the Chiroptera. Basel, New York: Karger Verlag.
- VAUGHAN, T. A. (1959): Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. **12**, 1–153.
- WEBER, M. (1928): Die Säugetiere. Jena: Gustav Fischer.

Anschrift des Verf.: Prof. Dr. HARALD SCHLIEMANN, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-20146 Hamburg